

蹄盖蕨科的亚科划分的修订

王玛丽 谢寅堂 赵桂仿*

(西北大学生命科学学院 西安 710069)

A revised subdivision of the Athyriaceae

WANG Ma-Li HSIEH Yin-Tang ZHAO Gui-Fang*

(College of Life Sciences, Northwest University, Xi'an 710069, China)

Abstract Athyriaceae is a large and complex fern family. Molecular phylogenetic analyses have shown the family is a natural taxon. Its subdivision into three subfamilies based on chromosome numbers is not supported by molecular evidence. The family is re-divided into five subfamilies according to morphological and molecular characters: Cystopterioideae, Athyrioideae, Deparioideae, Diplazioideae, Rhachidosoroideae.

Key words Athyriaceae, molecular phylogeny, Cystopterioideae, Athyrioideae, Deparioideae, Diplazioideae, Rhachidosoroideae.

摘要 蹄盖蕨科 Athyriaceae 是蕨类植物中复杂的大科,分子系统学的研究证据表明它是一个自然类群。前人根据染色体的基数,将蹄盖蕨科划分为 3 个亚科,但没有得到分子证据的支持。本文依据分子系统学的研究结果,再结合形态特征,将该科重新划分为 5 个亚科:冷蕨亚科、蹄盖蕨亚科、对囊蕨亚科、双盖蕨亚科和轴果蕨亚科。

关键词 蹄盖蕨科;分子系统学;冷蕨亚科;蹄盖蕨亚科;对囊蕨亚科;双盖蕨亚科;轴果蕨亚科

蹄盖蕨科 Athyriaceae 是秦仁昌(1954)首先提出来的,当时为裸名,后来由 Alston (1956)正式发表。半个世纪以来,关于该科的系统位置和属的划分一直有争论。目前关于蹄盖蕨科的系统位置主要有两种观点:1)以秦仁昌(1978)为代表的系统,将该科作为独立的科;2)以 Kramer 和 Kato(1990)为代表的系统,将该科作为亚科归入广义的鳞毛蕨科 Dryopteridaceae。

分子系统学的迅猛发展为蹄盖蕨科的系统学研究提供了有力的证据。Sano 等(2000a,b)根据 cpDNA 基因组编码的磷酸核酮糖羧化酶大亚基(*rbcL*)的基因序列测定结果构建的系统树显示,蹄盖蕨科、金星蕨科 Thelypteridaceae、乌毛蕨科 Blechnaceae、球子蕨科 Onocleaceae 和岩蕨科 Woodsiaceae 共同构成一条与狭义的鳞毛蕨科平行的分支,因此可以说明 Tryon 和 Tryon (1982)与 Kramer 和 Kato (1990)把蹄盖蕨科放入广义的鳞毛蕨科是不合理的。

各系统对蹄盖蕨科中所包含的属也有不同的观点。如 Pichi Sermolli(1977)将肿足蕨属 *Hypodematium* Kunze (Hypodematiaceae) 并入蹄盖蕨科;Kramer 和 Kato (1990)在蹄盖蕨亚科的范围内包括了肿足蕨属和岩蕨属 *Woodsia* R. Br. (包含秦仁昌(1978)系统中的 3 个

2003-06-16 收稿, 2004-09-24 收修改稿。

基金项目:陕西省教育厅专项科研基金(01JK100) 西北大学自然科学基金(OONW48) (Supported by the Natural Science Foundation of the Education Department of Shaanxi Province (Grant No. 01JK100) and the Natural Science Foundation of Northwest University (Grant No. OONW48))。

* 通讯作者 (Author for correspondence. Tel.: 029-88303572; Fax: 029-88303572; E-mail: guifang@nwu.edu.cn)。

属)。 *rbcL* 系统树 (Sano et al., 2000a) 显示了肿足蕨属与狭义的鳞毛蕨科、骨碎补科 Davalliaceae、藤蕨科 Lomariopsidaceae 和条蕨科 Oleandraceae 构成了一个大分支, 因此说明, 肿足蕨属与这几个科的关系比与蹄盖蕨科的关系更为密切, 同时说明秦仁昌将该属成立独立的科是合理的。

岩蕨科与蹄盖蕨科的主要区别为 岩蕨科的孢子囊群盖为下位, 碟形、杯形、球形或膀胱形, 而蹄盖蕨科除两个属无囊群盖以外, 其余属的囊群盖均为上位, 即使有些属孢子囊群成熟后, 囊群盖被孢子囊群压于下面, 犹如下位, 但本质上应为上位。因此, 我们赞同秦仁昌将其独立为科的观点。

综上所述, 我们认为秦仁昌 1978 年关于蹄盖蕨科的划分是合理的, 它是一个自然类群。王玛丽等 (2003) 对该科大多数属的代表种进行了 *cpDNA trnL-F* 区序列分析, 结果显示, *trnL-F* 系统树与 Sano 等 (2000a) 的 *rbcL* 系统树的结果几乎相同。只有肠蕨属 *Diplazopsis* C. Chr. 的位置不同, *trnL-F* 系统树显示肠蕨属与双盖蕨属 *Diplazium* Sw. 有较近的亲缘关系, 在 *rbcL* 系统树 (Sano et al., 2000a) 中, 肠蕨属和同囊蕨属 *Homalosorus* Pic. Serm. 一支与金星蕨科、乌毛蕨科、岩蕨科及蹄盖蕨科的部分属形成平行的分支, 然而肠蕨属的植物形态特征与上述科属有较大的差异, 这说明 *rbcL* 基因保守性强, 造成它们之间的系统关系难以分辨清楚; 另外, 结合孢子囊群的特征分析, 肠蕨属的孢子囊群的形态表面上是以两侧边着生于叶脉, 而事实上, 它的上侧边与叶脉是分离的, 孢子囊群也有双生一脉, 这与双盖蕨属的孢子囊群形态相同。因此, 可以推断肠蕨属与双盖蕨属的亲缘关系密切。

王中仁 (1997) 根据染色体的数目, 将蹄盖蕨科划分为 3 个亚科, 但 *trnL-F* 系统树 (王玛丽等, 2003) 和 *rbcL* 系统树 (Sano et al., 2000a, b) 并不支持这个结论。因此, 我们依据分子系统学的研究结果, 再结合孢子囊群的特征, 将该科划分为 5 个亚科, 即冷蕨亚科 *Cystopterioideae*、蹄盖蕨亚科 *Athyrioideae*、对囊蕨亚科 *Deparioideae*、双盖蕨亚科 *Diplazioideae* 和轴果蕨亚科 *Rhachidosoroideae*。

蹄盖蕨科 *Athyriaceae* Alston in Taxon 5: 25. 1956; Ching in Acta Phytotax. Sin. 3: 96. 1954. nom. nud.; et 9: 41. 1964; et 16: 12. 1978. —Dryopteriaceae Tribe Physematieae Tryon & Tryon, Ferns and Allied Plants. 542. 1982, pro parte. —Dryopteriaceae Subfam. *Athyrioideae* Kato & Kramer in Kubitzke, Famil. & Gen. Vasc. Pl. 1: 131. 1990, p.p.

冷蕨亚科 Subfam. 1. *Cystopterioideae* Ching & Z. R. Wang in Acta Phytotax. Sin. 35: 34. 1997, emend. M. L. Wang & Y. T. Hsieh.

Planta mediocris vel parva; rhizomatibus gracilibus elongatis vel breviter repentibus; laminis 1 – 2-pinnatis vel 3-pinnatifidis; venis liberis; soris parvis, globosis, in dorso venularum positis; indusiis ovato-lanceolatis, ovatis vel oblatis, sabibus extremitatum rotundatarum in sorophoris positis, saepe a soris maturiis obtectis, raro nullis; numero basico chromosomatum $x = 42, 40$.

Typus nominis subfamiliae: 冷蕨属 *Cystopteris* Bernh.

本亚科包括 4 属 亮毛蕨属 *Acystopteris* Nakai、冷蕨属 *Cystopteris* Bernh.、光叶蕨属 *Cystoathyrium* Ching 和羽节蕨属 *Gymnocarpium* Newman。

中小型植物 根状茎细长横走或短横卧 叶为一至二回羽状复叶, 或三回羽裂 叶脉分离 孢子囊群圆球形, 着生在叶脉背上 囊群盖卵状披针形、卵形或扁圆形, 以圆端基部着生于囊群托上, 常被成熟的孢子囊群压于下面, 犹如下位, 少数无囊群盖 染色体基数 $x =$

42, 40。

蹄盖蕨亚科 Subfam. 2. **Athyrioideae** Ching & Z. R. Wang in Acta Phytotax. Sin. 35 : 34. 1997, emend. M. L. Wang & Y. T. Hsieh.

Planta parva vel grandis ; rhizomatibus erectis, ascendentibus vel repentibus ; laminis 1 – 3-pinnatis ; venis liberis, raro anastomosantibus ; soris saepe hippocrepiformibus, curvatis, breviter linearibus, reniformibus vel oblongis, interdum polymorphis in eadem planta, etiam in eadem fronde aut eodem segmento, in lateribus aut dorsis venularum sitis ; indusiis conformibus aut raro nullis ; numero basico chromosomatum $x = 40, 41$.

Typus nominis subfamiliae : 蹄盖蕨属 *Athyrium* Roth

本亚科包括 5 属 : 蹄盖蕨属 *Athyrium* Roth、角蕨属 *Cornopteris* Nakai (新蹄盖蕨属 *Neoathyrium* Ching & Z. R. Wang)、假冷蕨属 *Pseudocystopteris* Ching、拟鳞毛蕨属 *Kuniwatsukia* Pic. Serm. 及安蕨属 *Anisocampium* Presl。

小至大型植物 根状茎直立、斜生或横走 叶为一至三回羽状复叶 叶脉分离, 偶有网结 孢子囊群通常为马蹄形、弯钩形、短线形、肾形或矩圆形等多种形状, 有时多种形状的孢子囊群存在于同一植株, 甚至同一叶片或裂片上, 侧生、背生或横跨小脉上 囊群盖同形, 少数无囊群盖 染色体基数 $x = 40, 41$ 。

对囊蕨亚科 Subfam. 3. **Deparioideae** M. L. Wang & Y. T. Hsieh, subfam. nov.

Planta mediocris vel grandis ; rhizomatibus gracilibus elongatis, ascendentibus vel erectis ; laminis simplicibus vel 1 – 3-pinnatis, rhachi et costa pilis vel squamis articulatis vel hyalinis vermicularibus obtectis ; venis liberis, consociatis aut reticulatis ; soris vulgo lunulatis, oblongis, hippocrepiformibus, vel curvatis, in lateribus aut dorsis venularum sitis, in vena basali acroscopicis raro diplazioideis ; indusiis conformibus ; numero basico chromosomatum $x = 40$, (*Triblemma*, $x = 123$) .

Typus nominis subfamiliae : 对囊蕨属 *Deparia* Hook. & Grev.

本亚科包括 6 属 对囊蕨属 *Deparia* Hook. & Grev.、介蕨属 *Dryoathyrium* Ching、蛾眉蕨属 *Lunathyrium* Koidz.、假蹄盖蕨属 *Athyriopsis* Ching、单叶双盖蕨属 *Triblemma* (J. Sm.) Ching 和网蕨属 *Dictyodroma* Ching.

中等大植物 根状茎细长横走, 斜生或直立 叶为单叶至三回羽状复叶, 叶轴和羽轴被有节或透明的蠕虫状的毛或鳞片 叶脉分离、靠合或连接成网眼 孢子囊群通常为新月形、矩圆形、马蹄形或弯钩形, 背生或侧生在叶脉上, 偶有双生一脉 囊群盖同形 染色体基数 $x = 40$ (单叶双盖蕨属 $x = 123$)。

双盖蕨亚科 Subfam. 4. **Diplazioideae** Ching & Z. R. Wang in Acta Phytotax. Sin. 35 : 35. 1997, emend. M. L. Wang & Y. T. Hsieh.

Planta mediocris vel grandis ; rhizomatibus erectis vel ascendentibus, raro valide repentibus ; laminis 1 – 3-pinnatis ; venis liberis, consociatis aut reticulatis ; soris rectis haud curvatis, vulgo alantoides, linearibus vel ovatis, in latere anteriore venarum positis, in vena basali acroscopicis saepe diplazioideis ; indusiis conformibus ; numero basico chromosomatum $x = 41$.

Typus nominis subfamiliae : 双盖蕨属 *Diplazium* Sw.

本亚科包括 5 属 双盖蕨属 *Diplazium* Sw.、菜蕨属 *Callipteris* Bory.、短肠蕨属 *Allantodia* R. Br. emend. Ching、肠蕨属 *Diplaziopsis* C. Chr.、毛轴线盖蕨属 *Monomelangium* Hayata 和

同囊蕨属 *Homalosorus* Pic. Serm.

中大型植物 根状茎直立或斜生, 偶有短横卧 叶为一至三回羽状复叶 叶脉分离或靠合、连接成网状 孢子囊群直线形, 从不弯弓, 通常为短肠形、线形或卵形, 侧生于叶脉上, 常常双生一脉 囊群盖同形 染色体基数 $x = 41$ 。

轴果蕨亚科 Subfam. 5. **Rhachidosoroideae** M. L. Wang & Y. T. Hsieh, subfam. nov.

Planta mediocris vel grandis; rhizomatibus crassis, erectis vel repentibus; laminis 3-pinnatis; venis liberis; soris breviter linearibus, sublunatis, prope costas vel costulas, inter se subparallelis; indusiis et soris conformibus, crasse membranaceis, plus minusve turgidis, integris, persistentibus; soris cum indusiis asplenioideis; numero basico chromosomatum $x = 40$.

Typus nominis subfamiliae: 轴果蕨属 *Rhachidosorus* Ching

本亚科包括 1 属 轴果蕨属 *Rhachidosorus* Ching.

中大型植物 根状茎粗壮, 直立或横卧 叶片三回羽状复叶 叶脉分离 孢子囊群短线形, 略呈新月形, 并靠近羽轴或主脉, 彼此几并行 囊群盖与孢子囊同形, 厚膜质, 多少膨胀, 全缘, 宿存 孢子囊群和盖为铁角蕨型 染色体基数 $x = 40$ 。

参 考 文 献

- Alston A G H. 1956. The subdivision of Polypodiaceae. *Taxon* 5: 23 – 25.
- Ching R-C (秦仁昌). 1954. A systematic arrangement of the Chinese fern families and genera with corresponding names in Chinese. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 3: 93 – 98.
- Ching R-C (秦仁昌). 1964. On some confused genera of the family Athyriaceae. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 9: 41 – 84.
- Ching R-C (秦仁昌). 1978. The Chinese fern families and genera: systematic arrangement and historical origin. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 16 (3): 1 – 19.
- Kramer K U, Kato M. 1990. Dryopteridaceae subfamily Athyrioideae. In: Kramer K U, Green P S eds. *Pteridophytes and Gymnosperms*. Berlin: Springer-Verlag. 130 – 144.
- Kato M. 1984. A taxonomic study of the athyroid fern genus *Deparia* with main reference to the Pacific species. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo III*, 13: 375 – 429.
- Pichi Sermolli R E G. 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31: 313 – 512.
- Sano R, Takamiya M, Ito M, Kurita S, Hasebe M. 2000a. Phylogeny of the lady fern group, tribe Physmatieae (Dryopteridaceae), based on chloroplast *rbcL* gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 403 – 413.
- Sano R, Ito M, Kurita S, Hasebe M. 2000b. *Diplazium subsinuatum* and *Di. tomitaroanum* should be moved to *Deparia* according to molecular, morphological, and cytological characters. *Journal of Plant Research* 113: 157 – 163.
- Tryon R M, Tryon A F. 1982. *Ferns and Fern Allied Plants, with Special Reference to Tropical America*. New York: Springer-Verlag.
- Wang Z-R (王中仁). 1997. A subdivision of the family Athyriaceae Alston. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 35: 32 – 36.
- Wang M-L (王玛丽), Chen Z-D (陈之端), Zhang X-C (张宪春), Lu S-G (陆树刚), Zhao G-F (赵桂仿). 2003. Phylogeny of the Athyriaceae: evidence from chloroplast *trnL-F* region sequences. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报) 41: 416 – 426.